Adaptationen und modifikatorische Potenz des Muskelmagens bei einheimischen Rabenvögeln (Corvidae)¹

von

Maria OELHAFEN-GANDOLLA und Vincent ZISWILER

Mit 2 Abbildungen

ABSTRACT

Adaptations and modification potential of the gizzard in some European Corvid species. — A comparative analysis was made of 9 Corvid species from Switzerland, some of which were omnivorous and some of which had exclusive feeding preferences. Shape and size of the gizzard varied in a way typical of each of the species, which, in the case of the specialised feeders, can easily be interpreted as an adaptation to the selected food. Experiments were carried out with the carrion crows (Corvus corone), using exclusively meat or grain, whereby there were significant differences between the two groups in the strength and size of the muscle structure of the stomach. The gizzard of the omnivorous crows seems consequently to possess a considerable modifying power, in contrast to the intestine, which is not modifiable either in relation to its dimensions or in relation to the highly differentiated epithelial surface-structure.

EINLEITUNG

Im Rahmen einer umfassenderen Untersuchung über das gesamte Ernährungssystem einheimischer Rabenvögel (OELHAFEN 1981) schenkten wir dem Muskelmagen und seinen Adaptationen sowie seiner modifikatorischen Potenz unsere besondere Aufmerksamkeit. Die Rabenvögel (Corvidae) stellen für derartige Untersuchungen eine besonders geeignete Vogelgruppe dar, umfassen sie doch auch neben hoch nahrungsspeziali-

¹ Ausgeführt im Rahmen eines Forschungsprogramms des 2. Autors, das vom Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung unterstützt wird. Vortrag gehalten an der Jahresversammlung der SZG in Basel, 13.—14. März, 1981.

sierten Formen ausgesprochen omnivore Formen, die in der Lage sind, mit einem saisonal sehr unterschiedlichen Nahrungsangebot leben zu können.

MATERIAL UND METHODEN

Folgende Formen wurden in die Untersuchung einbezogen (Tab. 1):

TABELLE 1

Form	Vorzugsnahrung	untersuchte Individuen	Abkürzung
Corvus monedula	omnivor	3	ca
Corvus corone corone	omnivor	36	ce
Corvus corone cornix	omnivor	2	cc
Corvus frugilegus	Samen	14	cf
Corvus corax	animalisch, Aas	2	cx
Pyrrhocorax graculus	Beeren, Insekten	3	ру
Nucifraga caryocatactes	Koniferensamen	3	nu
Pica pica	omnivor	27	pi
Garrulus glandarius	Eicheln, Nüsse	26	ga

Bei der makroskopischen Präparation wurde von jedem Tier das Körpergewicht und das Magengewicht ermittelt. Die herauspräparierten Muskelmägen wurden nach ZISWILER (1967) vermessen. Da die untersuchten Arten sich in ihrer Grösse wesentlich unterscheiden, war es unumgänglich, die linearen Messwerte am Verdauungstrakt zu transformieren. Als Transformationsgrösse wurde die bewährte "Gewichtslänge" (RENSCH 1946), die Kubikwurzel aus dem in Grammen gemessenen Körpergewicht, verwendet.

TABELLE 2

Qualitative Unterschiede im Muskelmagen. C. corone EW: ausschliesslich mit animalischer Nahrung aufgezogene Rabenkrähen.

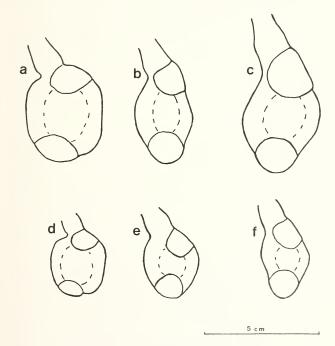
	Magenwand	grösste Dicke der Magenwand	Form des Magens
C. monedula	mittel	nahezu medial	kurz-spindelförmig
C. corone corone	dick	rostral/caudal	linsenförmig
C. corone corone EW	dünn	medial	spindelförmig
C. corone cornix	dick	rostral/caudal	linsenförmig
C. frugilegus	dick	rostral/caudal	linsenförmig
C. corax	dünn	medial	spindelförmig
Pyrrhocorax	dünn	medial	spindelförmig
Nucifraga	dick	rostral/caudal	linsenförmig
Pica	dick	rostral/caudal	linsenförmig
Garrulus	dick	rostral/caudal	linsenförmig

Für die Bewertung der modifikatorischen Potenz standen uns 5 Nestlinge von Corvus corone zur Verfügung, von welchen wir 3 mit Regenwürmern, Eiern und magerem Hackfleisch, die beiden anderen mit Samen und Vegetabilien aufzogen und im ganzen 180 Tage lang fütterten. Zusätzlich erhielten wir durch Zufall eine zweieinhalbjährige Krähe, die in Gefangenschaft aufgezogen und ausschliesslich mit Fleisch gefüttert wurde. Zum Vergleich untersuchten wir 12 halbjährige, im Freien aufgewachsene Krähen.

ERGEBNISSE

1. Qualitativer Vergleich (Tab. 2)

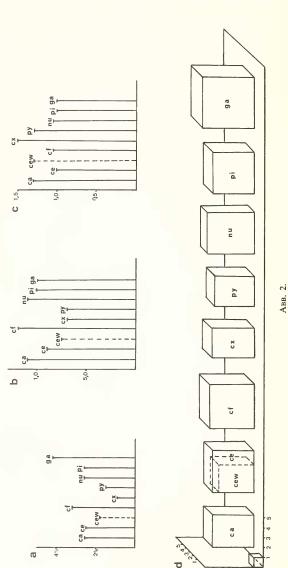
Wie Abb. 1 zeigt, unterschieden sich die Muskelmägen der untersuchten Arten schon äusserlich recht beträchtlich in Form und Grösse. Die Sektion ergibt, dass die Magengestalt stark von der Form der beiden Muskelpaare, dem vorderen und dem hinteren



Авв. 1.

Muskelmagen, von der Seite gesehen, halbschematisch, nat. Grösse.

a: Corvus corone; b: Corvus corone bei ausschliesslich animalischer Diät; c: Corvus corax; d: Nucifraga; e: Corvus monedula; f: Pyrrhocorax.



Muskelmagen, Vergleich quantitativer Merkmale.

a: Magengewicht in % des Körpergewichts; b: grosse Muskelhöhe, transformierte -Werte; c: Höhen-Breitenindices; d: dreidimensionaler Form- und Volumenvergleich mit transformierten mm-Längenmassen; ca: C. monedula; ce: C. corone; cew: C. corone, animalisch gefüttert; cf: C. frugilegus; cx: C. corax; py: Pyrrhocorax; nu: Nucifraga; pi: Pica; ga: Garrulus. Hauptmuskel (Mm. laterales) und dem oberen und unteren Nebenmuskel (Mm. intermedii) abhängt. Sind die beiden Hauptmuskeln medial am dicksten, so verleihen sie dem Magen eine spindelförmige Gestalt (Abb. 1 b,c,f), erreicht aber der vordere Hauptmuskel rostral und der hintere caudal seine grösste Mächtigkeit, so erscheint der Muskelmagen eher linsenförmig (Abb. 1 a,d,e). Im Gegensatz zu den Befunden von ZISWILER (1967) bei den Fringillidae, Emberizidae und Ploceidae, ist die Koilinschicht, die den Muskelmagen auskleidet, nicht besonders strukturiert, sie weist bei allen Arten lediglich eine einfache Parallelfaltung auf.

2. Quantitativer Vergleich (Tab. 3, Abb. 2a-d)

Gute Vergleichwerte ergeben folgende Messdaten:

Magenhöhe: Der Abstand zwischen oberer und unterer Furche;

Magenbreite: Die grösste Breite, senkrecht zur Magenhöhe gemessen;

Magentiefe: Abstand der Mittelpunkte der Sehnenplatten.

Grosse Muskelhöhe: Die grösste Höhe der Hauptmuskeln, gemessen auf einer Geraden, die die Magentiefengerade schneidet;

Kleine Muskelhöhe: Höhe der Haupt- oder Nebenmuskeln, auf einer Geraden gemessen, die senkrecht auf der Geraden der grossen Muskelhöhe steht;

Lumenhöhe: Der auf der Geraden der grossen Muskelhöhe gemessene Lumendurchmesser; Lumenbreite: Der auf der Geraden der kleinen Muskelhöhe gemessene Lumendurchmesser.

DISKUSSION

Bei den Rabenvögeln ist der Muskelmagen sowohl in seinem spezifischen Funktionskreis, der mechanischen Zerkleinerung harter Samen und Nüsse, als auch in seiner allgemeineren Funktion als Ort für die saure Proteolyse der im vorgeschalteten Drüsenmagen mit Salzsäure und Pepsinogen durchsetzten Nahrung aktiv.

Durch Vergleich der Mägen weit auseinander liegender Nahrungsspezialisten etwa des aasfressenden Kolkraben (*Corvus corax*) und des Zirbelnüsse fressenden Tannenhähers (*Nucifraga*) lassen sich aus unseren Befunden (Tab. 2, 3) unschwer zwei charakteristische Muskelmagentypen umschreiben:

Typ I, der Körnerfressermagen. Er ist stark bemuskelt, was sich auch in seinem hohen Gewicht äussert (Abb. 2a, b) und hat eine linsenförmige Gestalt (Abb. 1a, d, e, Abb. 2c).

Die Hauptaufgabe dieses Magens besteht in der mechanischen Zertrümmerung von Samen im Mageninnern, durch knetende Bewegungen der beiden antagonistisch arbeitenden Muskelpaare. Um eine ausgewogene Bewegung dieser Muskeln zu erreichen, die von oben und unten, bzw. seitlich den Muskelmagen umfassen, ist es offenbar von Vorteil, wenn der Magen ungefähr gleich hoch wie breit ist, was zu einer linsenförmigen Gestalt führt.

Typ II, der Weichfressermagen. Er ist schwächer bemuskelt, da weiche Nahrung wie Fleisch oder Beeren nicht mit Muskelkraft zerkleinert werden kann. Dieser Muskelmagen dient nur als Fermentierungskammer, wobei Muskelbewegungen allerdings dazu beitragen können, Verdauungssäfte und Nahrung zu durchmischen. Die eher spindel- röhrenförmige Gestalt dieser Mägen entspricht dabei eher der Passagefunktion.

TABELLE 3

Muskelmagen: quantitativer Vergleich.

H = Höhe, B = Breite, T = Tiefe, transformierte Mittelwerte in nun; C. corone EW: mit rein animalischer Nahrung aufgezogene Tiere.

	Gewicht in % des		Aussenmasse		Ind	Indices	Innen	Innenmasse	Musk	Muskelhöhe
	Körper- gewichts	Höhe	Breite	Tiefe	H/B	B/T	Lumenhöhe	Lumenbreite	grosse	kleine
C. monedula	2,6	4,2	3,3	2,5	1,3	1,3	3,8	1,1	1,1	0,17
C. corone	2,5	4,2	4,2	2,7	1,0	3,8	3,6	3,6	6,0	0,22
C. corone EW	6,0	3,6	2,9	1,8	1,4	1,6	3,4	1,3	1	1
C. frugilegus	3,2	4,7	4,4	2,9	1,1	1,5	4,3	2,0	1,2	0,21
C. corax	6,0	4,3	2,9	2,4	. 1,5	1,2	4,1	1,5	7,0	60,0
Pyrrhocorax	1,5	4,1	3,1	2,7	1,3	1,1	3,8	1,7	7,0	0,13
Nucifraga	2,6	4,7	4,1	2,0	1,1	2,0	4,4	1,9	1,1	0,14
Pica	2,6	4,3	4,2	2,7	1,0	1,6	4,0	2,2	1,0	0,17
Garrulus	4,2	5,3	5,2	3,3	1,0	1,6	4,9	3,2	1,0	0,20

Beim Versuch, die Mägen der untersuchten Formen einem der beiden Typen zuzuordnen, stellen wir fest, dass neben *Corvus corax* auch *Pyrrhocorax* als Beeren- und Insektenfresser einen ausgesprochenen Weichfressermagen besitzt.

Einen intermediären Magnetyp konnten wir eigentlich bei keiner Form feststellen, auch nicht bei den omnivoren Formen, die alle typische Körnerfressermägen besitzen. Es bestätigt sich damit einmal mehr die von uns in anderen Fällen erkannte Alles- oder Nichts-Regel der Funktionsmorphologie: Ein omnivores Tier, in dessen Nahrungsspektrum schwieriger zu erschliessende Nahrung vorkommt, muss in seinem Verdauungssystem über ebenso hoch differenzierte Spezialstrukturen verfügen, wie der Extremspezialist auf diese Nahrungskomponente.

Unter den Mägen vom Typ I fällt auf, dass sich jene der beiden extremsten Samenfresser, Garrulus und Nucifraga, stark unterscheiden. Garrulus hat den grössten aller Muskelmägen, der eine relativ schwache Bemuskelung und dafür ein grosses Lumen aufweist, während Nucifraga einen relativ kleinen Muskelmagen mit einer sehr mächtigen Muskulatur und einem relativ kleinen Lumen besitzt.

Diese Unterschiede lassen sich am ehesten so deuten, dass *Garrulus*, dessen Eicheldiät relativ proteinarm ist, grosse Mengen von Eicheln fressen muss, die er aber vor dem definitiven Verschlucken stets schält und im Schnabel zerkleinert. Die Hauptnahrung des Tannenhähers, die Zirbelnüsse, ist deutlich proteinreicher. Sie muss in geringerer Menge gefressen werden, dafür werden die Kerne ganz verschluckt und müssen im Muskelmagen noch zerkleinert werden.

Im Gegensatz zu unseren Befunden bei den Fringillidae, Ploceidae und Estrildidae, bei welchen der Muskelmagen ohne Rücksicht auf das Aufzuchtfutter stets als Körnerfressertyp angelegt und ausgebildet wird, konnten wir mit den Aufzuchtversuchen bei Corvus corone zeigen, dass zum mindesten bei dieser Art der Muskelmagen über einen beträchtlichen modifikatorischen Spielraum verfügt: einseitig mit proteinreichem Weichfutter aufgezogene Tiere bilden einen Muskelmagen von Typ II aus. Es wäre denkbar, dass die Ausbildung eines kräftig bemuskelten Magens vom Typ I die Folge eines durch Körnerdiät verursachten Muskeltrainings darstellt.

LITERATUR

- OELHAFEN, M. 1981. Vergleichend morphologische Untersuchungen am Verdauungstrakt einheimischer Rabenvögel (Corvidae). Orn. Beob. 78: 000-000.
- Rensch, B. 1946. Organ proportionen und Körpergrösse bei Vögeln und Säugetieren, Zool. Jb. Allg. Zool. 61: 337-537.
- ZISWILER, V. 1967. Vergleichend morphologische Untersuchungen am Verdauungstrakt körnerfressender Singvögel zur Abklärung ihrer systematischen Stellung. Zool. Jb. Syst. 94: 427-520.

Adresse des 2. Autors:

Prof. Dr. V. Ziswiler Zoologisches Museum der Universität Zürich-Irchel Winterthurerstrasse 190 CH-8057 Zürich